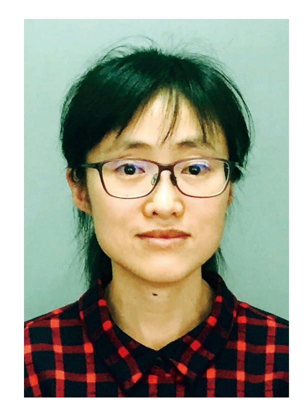
植物非编码RNA与抗虫防御反应的研究及应用*



毛颖波[1] 陈殿阳[1,2] 陈晓亚[1**]

1 中国科学院上海生命科学研究院 植物生理生态研究所植物分子遗传国家重点实验室 上海 200032

2 中国科学院大学 北京 100049

摘要 非编码RNA参与了多种重要的生命进程，是当今研究的热点领域。在植物中，非编码RNA除了参与维持基因组的稳定，还在生长、发育、逆境胁迫反应等过程中发挥重要作用。RNA干扰（RNA interference，RNAi）是指由RNA触发的相应基因的表达抑制，是非编码RNA调控基因表达的一种重要的作用方式，自发现以来已逐渐发展为遗传分析、疾病治疗以及植物保护等方面的有效的新技术。文章重点介绍了微RNA（microRNA，miRNA）在植物抗虫防御中的生物学功能，siRNA对植物防御记忆的影响以及RNAi对植物防御信号途径的调节作用，同时阐述了RNAi在提高农作物抗虫性上的应用并展望了未来植物非编码RNA的研究方向。

关键词 非编码RNA，微RNA（miRNA），RNA干扰（RNAi），抗虫

DOI 10.16418/j.issn.1000-3045.2017.08.002

非编码RNA是生物体内存在的一类不编码蛋白质的RNA。人们曾经认为，信使RNA（mRNA）必须翻译成蛋白才能行使功能，而其他不编码蛋白的RNA主要是辅助mRNA的翻译（tRNA和rRNA）和成熟（snRNA）。随着生命科学研究的深入和基因测序技术的快速发展，人们发现细胞中还存在大量的具有不同功能或功能未知的非编码RNA。20世纪90年代，研究发现线虫的*lin-4*基因编码一个22 nt的RNA，与*lin-14*的3’非翻译区（untranslated region，UTR）通过碱基配对的方式结合，抑制后者的蛋白翻译，由此调控*lin-14*的表达[1]。差不多同时，植物学家发现了基因共抑制现象（co-suppression）[2]。在矮牵牛中用35S启动子过量表达查尔酮合酶（chalcone synthase, CHS）基因，不仅没有增加*CHS*转录本，反而导致其转录水平大幅降低并积累大量降解的mRNA片段[2]。共抑制的一个显著特点为内源和外

*中科院战略先导性专项（XDB11030000）
**通讯作者
修改稿收到日期：2017年5月3日

源转入的基因转录本都显著减少，因此又被称为转录后基因沉默（post-transcriptional gene silencing，PTGS）。1998 年，Waterhouse 等[3]发现受病毒感染的植物能产生与病毒基因组同源的正义和反义 RNAs，介导病毒 RNA 迅速降解从而有效地抵御病毒侵染，因此双链 RNA 分子（dsRNA）能够触发植物 PTGS。同年，人们在对线虫的研究中发现了 RNA 干扰（RNA interference，RNAi），即外源添加的 dsRNA 能够引发线虫相应基因的沉默[4]。这两项独立的发现揭示了非编码 RNA 通过 RNAi 调控基因表达是真核生物中普遍存在的现象。此后 RNAi 被迅速发展成为遗传分析、疾病治疗以及植物保护等方面的有效新技术。在农业上，Bt 转基因技术对鳞翅目害虫的控制效果显著。然而这一技术也有它的局限，很多刺吸式昆虫包括蚜虫、飞虱等对 Bt 毒素不敏感，并且随着 Bt 作物的广泛种植，田间已出现对 Bt 产生抗性的昆虫。基于 RNAi 的抗虫技术广泛适用于包括刺吸式在内的多种昆虫，弥补了 Bt 转基因技术的不足之处，有望成为新一代控制虫害的主要手段之一。

1 非编码 RNA 在植物抗虫防御反应中的作用

植物固着生长，不能自由移动，因此需要对周围的各种胁迫环境如干旱、土壤盐分、极端气温以及病虫害等具有更高的耐受力与适应性。研究发现内源非编码 RNA 在植物对病毒防御机制中发挥重要的作用[5]，在逆境和抗病反应中担当重要角色[6,7]。以拟南芥为例，miRNA398 对植物多种逆境反应具有直接的调控作用，包括氧化应激反应、水分亏缺、盐胁迫以及脱落酸（ABA）响应等[8]。miR393 通过对生长素信号途径促进植物对病原菌的抗性[9]；有趣的是，miR393 的互补链（miR393b*）在体内也存在靶基因（*MEMB12*）；在拟南芥受到丁香假单胞菌（*Pseudomonas syringae*）侵染时，AGO2 作为 RNA 沉默系统的重要组分被显著诱导，通过结合 miR393b* 抑制 MEMB12 的表达，从而抵御病原菌的侵染[10]。此外，非编码 RNA 在植物对昆虫的防御过程中也扮演着举足轻重的角色。

1.1 RNAi 对植物防御信号途径的调节作用

茉莉素（JA）、乙烯（ET）、脱落酸（ABA）和水杨酸（SA）是植物中重要的防御激素，它们帮助植物适应生物和非生物胁迫等不良环境。JA 诱导植物对植食性昆虫的防御反应，植物在受到昆虫取食后，JA 信号途径被迅速激活，激活防御基因表达，导致具有抗虫活性的植保素的合成与积累[11]。除 JA 外，ET 也参与植物抗虫途径的调控。ET 途径受阻使得渐狭叶烟草（*Nicotiana attenuata*）对烟草天蛾（*Manduca sexta*）以及玉米（*Zea mays*）对草地夜蛾（*Spodoptera frugiperda*）的取食变得更为敏感[12,13]。

在渐狭叶烟草中，利用 dsRNA 抑制依赖于 RNA 的 RNA 聚合酶 1（RDR1）的表达，植物的抗虫性降低[14]。RDR1 与内源 siRNA 的合成有关，是 siRNA 介导基因沉默的关键因子。由此推测，烟草对植食性昆虫的抗性与 RNAi 密切相关。进一步研究发现，抑制 RDR1 表达可以削弱由昆虫口器分泌物激发的 JA 和 ET 信号通路。对烟草小 RNA 表达谱的分析发现，RDR1 表达抑制对植食性昆虫取食引起的小 RNA 类群变化有显著影响，在这些发生变化的小 RNA 中，有很大一部分与防御激素（JA、ET）信号途径的调控基因同源[15]。

更为精细的遗传与生化分析表明，RNAi 在 ET 信号途径中的确具有重要的调节作用，ET 途径的多个关键调控因子受到细胞质 RNA5′—3′ 和 3′—5′ 降解途径的调控[16,17]。负责细胞质 RNA 降解的突变体 *ein5* 对 ET 信号敏感性降低[17]。如果细胞质 RNA5′—3′ 和 3′—5′ 降解途径同时受阻，植物就会表现出严重的发育缺陷，并且有一定比例的胚胎致死。有趣的是，在 RNAi 途径相关突变体 *rdr6* 中，RNA 降解途径受阻引起的发育缺陷表型基本得到回复。高通量测序分析发现，细胞质 RNA 降解途径受阻后，多个（441 个）蛋白编码基因产生了大量长度为 21—22 nt 的次级小干扰 RNA（ct-siRNA），它们由 RDR6-DCL4/2 途径产生，对相应同源基因的表达有明

显抑制作用[16]。这些结果揭示了RNAi途径对乙烯途径相关的胞质RNA降解途径具有调节作用，在胞质RNA降解途径受阻的情况下，能够以RNAi的方式降解多余的RNA；细胞质RNA降解途径具有抑制细胞内正常转录本PTGS的作用。

1.2 微RNA（miRNA）在植物抗虫途径中的作用

miR156是植物中一类相当保守的miRNA，其靶基因编码SPL家族转录因子，miR156-SPL模块在植物从营养生长期向生殖生长期的转换过程中起关键调控作用。除了影响植物的生长发育，miR156-SPLs也参与控制多种植物次生代谢化合物的合成以及表皮毛的形成。表皮毛分布在植物地上器官的表面，对前来取食的昆虫形成物理屏障，是植物抗虫的一种重要手段。对拟南芥表皮毛分布调控机制的研究发现，SPL9能够直接结合负调因子基因*TCL1*的启动子。随着植物生长，miR156水平不断降低而SPL9逐渐增高，*TCL1*基因表达水平随之增高，从而抑制表皮毛在花序轴和花器官上的形成。如果用35S启动子过表达miR56，拟南芥在抽苔后产生大量异位表皮毛[18]。与miR156相反，miR171则抑制表皮毛形成。进一步研究发现受miR171调节的LOM蛋白通过与miR156靶向的SPLs相互作用来协调拟南芥表皮毛的分布和植物营养生长到生殖生长的时相转化[19,20]。

植物次生代谢产物往往与生物互作密切相关，其中很大一部分是抵御昆虫和病原微生物侵袭的植保素。花青素是植物中常见的次生代谢产物，研究发现miR156-SPLs参与植物对花青素合成的调控。高水平的miR156能够促进花青素的积累，而降低miR156的水平导致花青素含量随之降低并伴随黄酮醇的积累。miR156的靶基因*SPL9*与花青素合成调控MYB类转录因子PAP1存在互作，干扰花青素途径MYB-bHLH-WD40转录激活复合体的活性[21]。萜类化合物是植物次生代谢产物中最为丰富的一类[22,23]。植物在受到昆虫取食后，许多挥发性萜类被诱导合成并大量释放。植物挥发性成分具有驱避昆虫取食，吸引传粉者或害虫天敌等功能[24,25]。在拟南芥中倍半萜成分β-石竹烯的合成受到miR156-SPLs的调控，SPL能够直接结合β-石竹烯合酶基因*TPS21*的启动子，激活其转录。在唇形科香料植物广藿香（*Pogostemon cablin*）中，广藿香醇的合成也同样受到miR156-SPLs的调控[26]。

在拟南芥中防御激素JA的合成受到miR319的负调控[27]。miR319的靶基因编码一组TCP家族转录因子，包括TCP2，TCP3，TCP4，TCP10和TCP24。人们发现JA合成途径关键酶LOX基因的启动子区域存在这类TCP转录因子的识别元件，TCP能够直接激活LOX的转录，参与JA合成途径的调控。有趣的是，miR319靶向的TCP4与miR156靶向的SPL9在体内具有结合互作的活性，这种结合在一定程度上削弱了TCP4对下游基因的转录激活[28]。推测在拟南芥中，JA合成途径可能受到多个miRNA的调控。

1.3 非编码RNA与植物防御记忆

研究发现，野萝卜（*Raphanus raphanistrum*）受到菜粉蝶（*Pieris rapae*）侵袭后，下一代对菜粉蝶的抗性有明显提高[29]。对猴面花（*Mimulus guttatus*）进行机械损伤处理，模拟昆虫取食；连续处理七代后，从处理组得到的植物后代相比于没有处理的植物具有更多、更密集的表皮毛[30]。这些结果说明植物对昆虫取食产生防御反应的能力具有一定的记忆作用和继代效应。越来越多的研究证明，多种植物的隔代记忆现象与表观遗传密切相关[31]。表观遗传是指染色体的表观修饰（DNA的甲基化和组蛋白修饰等）可以遗传至下一代。已有证据表明，非编码RNA尤其是siRNA在表观修饰的调控中起重要作用[32,33]。对拟南芥抗虫记忆的研究初步表明，植物对昆虫的侵袭具有隔代记忆，并且这种隔代记忆依赖于JA响应途径；在JA响应突变体*coi1*中，抗虫防御的隔代记忆现象消失了。有意思的是，在siRNA合成途径的突变体中（*dcl2*，*dcl3*，*dcl4*和*nrpd2a*，*nrpd2b*），也未发现对昆虫防御记忆的遗传效应[34]。上述结果暗示siRNA和JA信号这两个途径都参与了植物抗虫反应的记忆效应。

2 植物介导的昆虫 RNAi

2.1 植物介导的昆虫 RNAi 现象的发现

早在 1998 年，人们发现线虫在取食表达与 *GFP* 基因匹配的 dsRNA 细菌时，可以将 dsRNA 吸收到体内，导致线虫中的 *GFP* 基因表达受到抑制[4]。这说明 RNA 沉默信号可以通过取食进入生物体内并行使功能。2007 年 Mao 等[35]发表了植物介导昆虫 RNA 干扰的研究结果。棉属植物含有棉酚及相关倍半萜醛类，这些成分对昆虫具有普遍毒性。棉铃虫（*Helicoverpa armigera*）P450 单加氧酶基因 *CYP6AE14* 在其中肠高表达并且可被棉酚诱导，与幼虫对棉酚的耐受性紧密相关。为抑制 *CYP6AE14* 表达，Mao等[35]根据 *CYP6AE14* 序列设计了 dsRNA，转入植物表达。棉铃虫取食转基因植物后中肠中 *CYP6AE14* 的表达水平降低，对棉酚的耐受性下降。同年，孟山都研究小组在玉米中表达玉米根虫（*Diabrotica virgifera*）V-type ATPase 的 dsRNA，得到的转基因植物抗虫性明显提高[36]。这两个独立的发现，为发展基于 RNAi 的新一代抗虫植物奠定了基础。

随着研究的深入，人们发现植物介导的昆虫 RNAi 现象普遍存在于包括咀嚼式和刺吸式在内的多种昆虫中[37,38]。这说明 dsRNA 或其基因沉默信号分子可跨物种、跨界传播，这为生物间互作和植物抗病研究提供了新思路。RNAi 技术具有较高的选择性与特异性，有望成为有害生物控制的重要新技术。在植物中表达小麦叶锈菌（*Puccinia triticina*）致病基因的 dsRNA 削弱了病原菌对植物的侵染[39]。RNAi 信号在宿主植物和寄生植物之间的传播，可用来控制寄生植物的蔓延[40]。我们最初的工作是利用模式植物拟南芥和烟草开展的，随后证明表达转基因棉花也能抑制棉铃虫相关 *P450* 基因的表达，对棉铃虫的抗性明显提高[41]。

2.2 RNAi抗虫技术的发展

靶基因的有效性和基因沉默的效率是 RNAi 抗虫技术得以成功的关键。自 RNAi 抗虫技术报道以来，人们一直在寻找适用于这一技术的有效靶基因，然而很多关于 dsRNA 抗虫植物的报道显示，虽然植物的抗虫性有所提高，但与目前成熟的 Bt 作物比较相去甚远。棉铃虫 *HaNV2* 基因编码一个定位于线粒体的 NDPH 脱氢酶黄素蛋白 2（NDUFV2），对于细胞能量代谢具有重要作用。我们课题组最近的研究表明，通过植物介导的 RNAi 抑制棉铃虫 *HaNV2* 的表达，可导致其幼虫中肠近绒毛位置的线粒体数目明显减少，且线粒体发育异常，呼吸链功能受到严重影响。表达棉铃虫 *dsHaNV2* 的转基因棉花表现出较强的抗虫能力，取食的棉铃虫幼虫死亡率高达 80% 以上，与目前广泛应用的 Bt 抗虫棉效果相当[42]。

与内源性的 RNAi 不同，植物介导的昆虫 RNAi 需要将植物中的 dsRNA 通过昆虫的取食与消化系统传递到昆虫细胞内，因此 dsRNA 在昆虫中肠的吸收，在很大程度上决定着 RNAi 的效率。昆虫中肠外侧包裹着一层叫围食膜的组织，由几丁质以及大量的糖蛋白组成，是 dsRNA 进入昆虫细胞时遇到的第一道屏障。人们发现植物半胱氨酸蛋白酶能够破坏昆虫围食膜结构，增加中肠通透性；将 dsRNA 和半胱氨酸蛋白酶在植物中共表达，显著提高了 RNAi 效率[43]。提高 dsRNA 的表达量是增加 RNAi 效率的另一个重要渠道。最近的两项研究发现，利用质体表达体系可以显著提高 dsRNA 在植物中的产生与积累，从而有效地提高植物对昆虫的抗性[44,45]。

3 展望

随着对非编码 RNA 研究的深入，人们对 RNA 和基因表达调控有了新的认识。例如，有报道发现植物中有些 miRNA 转录前体（pre-miRNA）具有短的开放阅读框，除了产生成熟的 miRNA，还能被翻译成小肽行使功能[46]。最近的研究显示，来自病原菌的 siRNA 可通过侵染向植物传播，同时植物的 siRNA 也可以进入病原菌，并且这些 siRNA 在植物—病原菌互作中起重要作用[47,48]。可见，植物非编码 RNA 可作为直接的信号分子跨界传播，在植物与环境的互作中发挥重要作用。植物非编

码RNA尤其是长非编码RNA的研究还存在许多尚未开垦的领域，需要更多的工作来发现新的非编码RNA并阐明其生成途径、作用机制以及生物学功能。目前的研究主要局限于少数模式植物，除了水稻，其他作物的非编码RNA研究报道较少。在农业上，利用RNAi技术控制虫害已经成为热点。与传统抗虫蛋白转基因相比，这一技术更具选择性和安全性。然而，虽然植物介导的昆虫RNAi说明dsRNA或其沉默信号可在不同物种间传播，但是RNA沉默信号的传播机制还不清楚，这在很大程度上限制了技术的发展和应用。无疑，非编码RNA的功能研究及其应用具有诱人的发展前景，将引起广大生物学、医学和农学工作者更大的兴趣。

参考文献

1 Lee R C, Feinbaum R L, Ambros V. The C. elegans heterochronic gene *Lin-4* encodes small rnas with antisense complementarity to *Lin-14*. Cell, 1993, 75(5): 843-854.

2 Napoli C, Lemieux C, Jorgensen R. Introduction of a chimeric chalcone synthase gene into petunia results in reversible co-suppression of homologous genes *in trans*. Plant Cell, 1990, 2(4): 279-289.

3 Waterhouse P M, Graham H W, Wang M B. Virus resistance and gene silencing in plants can be induced by simultaneous expression of sense and antisense RNA. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95(23): 13959-13964.

4 Fire A, Xu S Q, Montgomery M K, et al. Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*. Nature, 1998, 391(6669): 806-811.

5 Hou W N, Duan C G, Fang R X, et al. Satellite RNA reduces expression of the 2b suppressor protein resulting in the attenuation of symptoms caused by *Cucumber mosaic* virus infection. Mol Plant Pathol, 2011, 12(6): 595-605.

6 Katiyar-Agarwal S, Jin H. Role of small RNAs in host-microbe interactions. Annu Rev Phytopathol, 2010, 48: 225-246.

7 Szittya G, Burgyan J. RNA interference-mediated intrinsic antiviral immunity in plants. Curr Top Microbiol Immunol, 2013, 371: 153-181.

8 Zhu C, Ding Y, Liu H. MiR398 and plant stress responses. Physiol Plant, 2011, 143(1): 1-9.

9 Navarro L, Dunoyer P, Jay F, et al. A plant miRNA contributes to antibacterial resistance by repressing auxin signaling. Science, 2006, 312(5772): 436-439.

10 Zhang X, Zhao H, Gao S, et al. *Arabidopsis* Argonaute 2 regulates innate immunity via miRNA393(*)-mediated silencing of a Golgi-localized SNARE gene, *MEMB12*. Mol Cell, 2011, 42(3): 356-366.

11 Verma V, Ravindran P, Kumar P P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses. BMC Plant Biol, 2016, 16: 86.

12 Harfouche A L, Shivaji R, Stocker R, et al. Ethylene signaling mediates a maize defense response to insect herbivory. Mol Plant Microbe Interact, 2006, 19(2): 189-199.

13 Onkokesung N, Baldwin I T, Galis I. The role of jasmonic acid and ethylene crosstalk in direct defense of *Nicotiana attenuata* plants against chewing herbivores. Plant Signal Behav, 2010, 5(10): 1305-1307.

14 Pandey S P, Baldwin I T. RNA-directed RNA polymerase 1 (RdR1) mediates the resistance of *Nicotiana attenuata* to herbivore attack in nature. Plant J, 2007, 50(1): 40-53.

15 Pandey S P, Shahi P, Gase K, et al. Herbivory-induced changes in the small-RNA transcriptome and phytohormone signaling in *Nicotiana attenuata*. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105(12): 4559-4564.

16 Zhang X, Zhu Y, Liu X, et al. Plant biology. Suppression of endogenous gene silencing by bidirectional cytoplasmic RNA decay in *Arabidopsis*. Science, 2015, 348(6230): 120-123.

17 Potuschak T, Vansiri A, Binder B M, et al. The exoribonuclease XRN4 is a component of the ethylene response pathway in *Arabidopsis*. Plant Cell, 2006, 18(11): 3047-3057.

18 Yu N, Cai W J, Wang S, et al. Temporal control of trichome distribution by microRNA156-targeted SPL genes in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell, 2010, 22(7): 2322-2335.

19 Ma Z X, Hu X P, Cai W J, et al. *Arabidopsis* mir171-targeted scarecrow-like proteins bind to GT *cis*-elements and mediate gibberellin-regulated chlorophyll biosynthesis under light conditions. PLoS Genetics, 2014, 10(8): e1004519.

20 Xue X Y, Zhao B, Chao L M, et al. Interaction between two timing microRNAs controls trichome distribution in *Arabidopsis*. PLoS Genet, 2014, 10(4): e1004266.

21 Gou J Y, Felippes F F, Liu C J, et al. Negative regulation of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* by a miR156-targeted SPL transcription factor. Plant Cell, 2011, 23(4): 1512-1522.

22 Pichersky E, Gang D R. Genetics and biochemistry of secondary metabolites in plants: an evolutionary perspective. Trends Plant Sci, 2000, 5(10): 439-445.

23 Falara V, Amarasinghe R, Poldy J, et al. The production of a key floral volatile is dependent on UV light in a sexually deceptive orchid. Ann Bot, 2013, 111(1): 21-30.

24 Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. Science, 2001, 291(5511): 2141-2144.

25 Maffei H V, Vicentini A P. Prospective evaluation of dietary treatment in childhood constipation: high dietary fiber and wheat bran intake are associated with constipation amelioration. J Pediatr Gastroenterol Nutr, 2011, 52(1): 55-59.

26 Yu Z X, Wang L J, Zhao B, et al. Progressive regulation of sesquiterpene biosynthesis in *Arabidopsis* and patchouli (*Pogostemon cablin*) by the miR156-targeted SPL transcription factors. Mol Plant, 2014, 8(1): 98-110.

27 Schommer C, Palatnik J F, Aggarwal P, et al. Control of jasmonate biosynthesis and senescence by miR319 targets. PLoS Biol, 2008, 6(9): e230.

28 Rubio-Somoza I, Zhou C M, Confraria A, et al. Temporal control of leaf complexity by miRNA-regulated licensing of protein complexes. Curr Biol, 2014, 24(22): 2714-2719.

29 Agrawal A A, Laforsch C, Tollrian R. Transgenerational induction of defences in animals and plants. Nature, 1999, 401(6748): 60-63.

30 Holeski L M. Within and between generation phenotypic plasticity in trichome density of *Mimulus guttatus*. J Evolution Biol, 2007, 20(6): 2092-2100.

31 Chinnusamy V, Zhu J K. Epigenetic regulation of stress responses in plants. Curr Opin Plant Biol, 2009, 12(2): 133-139.

32 Zhong S H, Liu J Z, Jin H, et al. Warm temperatures induce transgenerational epigenetic release of RNA silencing by inhibiting siRNA biogenesis in *Arabidopsis*. Proc Natl Acad Sci USA, 2013, 110(22): 9171-9176.

33 Hamilton A J, Baulcombe D C. A species of small antisense RNA in posttranscriptional gene silencing in plants. Science, 1999, 286(5441): 950-952.

34 Rasmann S, De Vos M, Casteel C L, et al. Herbivory in the previous generation primes plants for enhanced insect resistance. Plant Physiol, 2012, 158(2): 854-863.

35 Mao Y B, Cai W J, Wang J W, et al. Silencing a cotton bollworm P450 monooxygenase gene by plant-mediated RNAi impairs larval tolerance of gossypol. Nat Biotechnol, 2007, 25(11): 1307-1313.

36 Baum J A, Bogaert T, Clinton W, et al. Control of coleopteran insect pests through RNA interference. Nature Biotechnology, 2007, 25(11): 1322-1326.

37 Pitino M, Coleman A D, Maffei M E, et al. Silencing of aphid genes by dsRNA feeding from plants. PLoS One, 2011, 6(10): e25709.

38 Upadhyay S K, Chandrashekar K, Thakur N, et al. RNA interference for the control of whiteflies (*Bemisia tabaci*) by oral route. J Biosci, 2011, 36(1): 153-161.

39 Panwar V, Mccallum B, Bakkeren G. Host-induced gene silencing of wheat leaf rust fungus Puccinia triticina pathogenicity genes

mediated by the *Barley stripe mosaic virus*. Plant Mol Biol, 2013, 81(6): 595-608.

40 Alakonya A, Kumar R, Koenig D, et al. Interspecific RNA interference of SHOOT MERISTEMLESS-like disrupts Cuscuta pentagona plant parasitism. Plant Cell, 2012, 24(7): 3153-3166.

41 Mao Y B, Tao X Y, Xue X Y, et al. Cotton plants expressing CYP6AE14 double-stranded RNA show enhanced resistance to bollworms. Transgenic Res, 2011, 20(3): 665-673.

42 Wu X M, Yang C Q, Mao Y B, et al. Targeting insect mitochondrial complex I for plant protection. Plant Biotechnol J, 2016, 14(9): 1925-1935.

43 Mao Y B, Xue X Y, Tao X Y, et al. Cysteine protease enhances plant-mediated bollworm RNA interference. Plant Mol Biol, 2013, 83(1-2): 119-129.

44 Zhang J, Khan S A, Hasse C, et al. Pest control. Full crop protection from an insect pest by expression of long double-stranded RNAs in plastids. Science, 2015, 347(6225): 991-994.

45 Jin S, Singh N D, Li L, Zhang X, et al. Engineered chloroplast dsRNA silences cytochrome p450 monooxygenase, V-ATPase and chitin synthase genes in the insect gut and disrupts *Helicoverpa armigera* larval development and pupation. Plant Biotechnol J, 2015, 13(3): 435-446.

46 Lauressergues D, Couzigou J M, Clemente H S, et al. Primary transcripts of microRNAs encode regulatory peptides. Nature, 2015, 520(7545): 90-93.

47 Wang M, Weiberg A, Lin F M, et al. Bidirectional cross-kingdom RNAi and fungal uptake of external RNAs confer plant protection. Nat Plants, 2016, 2: 16151.

48 Zhang T, Zhao Y L, Zhao J H, et al. Cotton plants export microRNAs to inhibit virulence gene expression in a fungal pathogen. Nature Plants, 2016, 2(10): 16153.

Advances in Research of Plant Non-coding RNAs and RNAi-based Technology Against Insects Herbivore

Mao Ying-Bo[1] Chen Dian-Yang[1,2] Chen Xiao-Ya[1]

（1 National Key Laboratory of Plant Molecular Genetics, CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China;

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China）

Abstract Non-coding RNAs (ncRNAs), including long non-coding RNAs (lncRNAs) and small RNAs such as microRNAs (miRNAs) and short interference RNAs (siRNAs), exist widely in eukaryotes and affect gene expressions at different levels. In plant, ncRNAs are involved in growth, development, response to biotic and abiotic stresses, and are important players in epigenetics. RNA interference (RNAi) refers to homology gene silencing caused by double strand RNAs (dsRNAs) and is a major mechanism of gene expression regulation by ncRNAs. Since discovery, RNAi has been developed as a powerful technology for genetic analysis, gene therapy, and plant protection. In this review, we summarize the recent progresses in research of the function and mechanism of ncRNAs in plant defense pathways and discuss the application of RNAi technology in agricultural pest control.

Keywords non-coding RNA, microRNA, RNA interference, insect resistance

毛颖波 中科院上海生命科学院植物生理生态所研究员。研究方向为植物与昆虫的防御互作，主要工作包括：棉铃虫对棉酚的耐受性机制，次生代谢物与植物—昆虫互作/共进化，植物抗虫反应中的非编码RNA，植物介导的昆虫RNAi新技术，昆虫效应子作用机制等。获2010年全国优秀博士学位论文奖。主持和承担国家基金委、重大专项、重点专项和中科院B类先导课题等多个项目的研究。E-mail: ybmao@sibs.ac.cn

Mao Ying-Bo Received B.Sc. from School of Life Sciences, Xiamen University in 1997 and Ph.D. from the Shanghai Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences (CAS). Her Ph.D. dissertation was rated as excellent doctoral dissertation of CAS (2009) and national excellent doctorial dissertation (2010). She has worked in the Shanghai Institute of Plant Physiology and Ecology. Dr Mao's main interest is in studying the defense pathways underlying insect-plant interactions, including the mechanism of gossypol tolerance in bollworm, plant mediated RNA interference in insects, and molecular mechanism of insect effectors interfere with plant defense.
E-mail: ybmao@sibs.ac.cn

陈晓亚 男，中科院院士，发展中国家科学院院士，中科院上海生科院植物生理生态所研究员、上海辰山植物科学中心主任。从事植物次生代谢、RNA干扰抗虫新技术、棉纤维发育等方面取得了成绩。对植物倍半萜，尤其是棉酚和青蒿素生物合成途径及调控开展了系统深入的研究，解析了植物激素和miRNA调控倍半萜生物合成的分子机制，发展了植物介导的RNA干扰抗虫技术，成为研发新一代植物抗虫技术的重要突破。阐述了植物激素（赤霉素）调控棉纤维伸长的机制，发现miRNA靶基因调控表皮毛发育，对揭示棉纤维和植物表皮毛细胞发育的分子机制具有重要意义。至今已发表论文百余篇，包括*Nature Biotechnology*，*Nature Communications*，*Plant Cell*等重要刊物。现任中国植物生理和分子生物学学会理事长、*Science Bulletin*主编、*Plant Biotechnology Journal*副主编等职。2008年获得何梁何利科学技术进步奖，2010年获全国优秀博士学位论文指导教师奖，2014年获第三届国际棉花基因组组织（ICGI）杰出贡献奖。E-mail: xychen@sibs.ac.cn

Chen Xiao-Ya Male, received B.Sc. from Nanjing University, China in 1982, and Ph.D. from Reading University, UK in 1985. Then he worked in Nanjing University (lecturer, associate professor); Institute of Botany, Tuebingen University, Germany (visiting scientist), and Department of Medicinal Chemistry and Pharmacognosy, Purdue University, USA (postdoctoral fellow). Since 1994, he has been a group leader in Shanghai Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences. He is interested in plant secondary metabolism, plant-insect interactions, new technology (RNAi) for pest control, trichome and cotton fiber development. He received HLHL Foundation Prize for Scientific and Technological Progress in 2008, and The Third ICGI Award for Outstanding Contribution to Cotton Genomics in 2014. Currently he also serves as President of Chinese Society for Plant Physiology and Molecular Biology, Director of Research Center of Shanghai Chenshan Botanical Garden, Editor-in-Chief of *Science Bulletin*, and Associate Editor of *Plant Biotechnology Journal*. He was elected a member (Academician) of Chinese Academy of Sciences in 2005 and a member of The World Academy of Sciences (TWAS) for the advancement of science in developing countries in 2008. E-mail: xychen@sibs.ac.cn